Über Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus

von

Friedrich Czapek.

Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der k. k. Universität in Wien.

Es ist eine bekannte Thatsache, dass heliotropisch reizbare aufrechtstehende Keimpflanzen und ältere wachsende Stengeltheile sich gegen einseitig einfallende Lichtstrahlen nicht immer in gleicher Weise bezüglich der neu einzunehmenden Richtung verhalten. Während die einen (z. B. *Vicia sativa*, Sporangienträger verschiedener Mucorineen) sich bei hinreichender Stärke der einseitigen Beleuchtung mit ihrer Längsaxe genau in die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen einstellen, gibt es anderseits sehr viele Pflanzen, welche sich bei der gleichstarken oder noch intensiveren einseitigen Beleuchtung niemals in die Lichtstrahlenrichtung vollständig hineinkrümmen, sondern stets mit derselben einen je nach der Species der Pflanze und der Lichtintensität verschieden grossen Winkel einschliessen (z. B. *Pisum*, *Helianthus*, *Lepidium*, *Avena* u. a.). Wenn man von stark und schwach heliotropischen Pflanzentheilen spricht, so hat man vor allem Anderen dieses Verhältniss im Auge. Dies würde wohl im Wesentlichen der richtige Ausdruck für die gegebenen Thatsachen sein, wenn an den betreffenden Pflanzen der Heliotropismus allein wirksam wäre, wenn sie z. B. auf dem Klinostaten in einer verticalen Ebene unter einseitiger Beleuchtung gedreht würden. Nun sind aber die jungen Keimlinge, wachsenden Stengel, Sporangienträger sämmtlich meist in hohem Grade mit negativ geotropischen Eigenschaften begabt. Werden daher diese Pflanzen und Pflanzen-

theile durch eine heliotropische Induction aus der verticalen Lage herausgekrümmt, so muss anderseits vermöge des Geotropismus das Bestreben erweckt werden, in die Ausgangslage zurückzukehren. Heliotropismus und Geotropismus wirken demnach einander entgegen. Die Stellung, welche die heliotropisch gereizte Pflanze schliesslich gegen die Einfallsrichtung der Lichtstrahlen einnimmt, ist durch beide Richtkräfte bestimmt und, wie man sich meist auszudrücken pflegt, eine Resultante der heliotropischen und geotropischen Bestrebungen. Weicht die heliotropisch gekrümmte Pflanze nur um einen kleinen Winkel von der Lotlinie ab, so überwiegt der Geotropismus, und umgekehrt ist eine Pflanze natürlich stärker heliotropisch als geotropisch zu nennen, wenn sie nur wenig oder gar nicht aus der horizontalen Lichteinfallsrichtung herausragt. Diese Grunderscheinungen waren bereits Dutrochet[1] bekannt, welcher auf die Verschiedenheit der geotropischen Krümmung an verdunkelten und einseitig beleuchteten Stengeln hinwies und auch das Zustandekommen resultirender Stellungen an Pflanzentheilen durch gleichzeitiges Einwirken von Schwerkraft und Licht klar erkannt hatte. Einen weiteren wesentlichen Fortschritt in Methode und Fragestellung bedeuten erst die von Mohl[2] angestellten Versuche. Die Versuchspflanzen wurden horizontal gelegt und von unten mittels eines Spiegels einseitig beleuchtet. Auf diese Weise griffen Heliotropismus und Geotropismus thatsächlich unter gleichen Bedingungen an, um 180° einander entgegengesetzt, beide unter einem Winkel von 90° gegen die Längsaxe der untersuchten Pflanze gerichtet. An einer aufrechtstehenden Pflanze dagegen muss offenbar der Heliotropismus zuerst wirksam werden, und die krümmende Wirkung der Schwerkraft kann erst dann sich äussern, wenn die heliotropisch reagirende Pflanze einen genügend grossen Winkel mit der Verticalen bildet. Mohl beobachtete an den horizontal liegenden, von unten beleuchteten Keimlingen das bemerkenswerthe Verhalten, dass sich die Pflanzen vertical nach abwärts

[1] H. Dutrochet, Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux, Paris, 1837. Tome II, p. 8 und Recherches anatom. et physiol. sur la structure intime des animaux et végétaux, 1824, p. 92.

[2] H. Mohl, Vegetabil. Zelle, 1851, p. 140.

krümmten, bis sie in die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen gelangten, in welcher Lage sie verharrten, als ob sie gar nicht geotropisch wären. Es ist durch diesen Versuch die Thatsache nachgewiesen, dass die resultirende Stellung von gleichzeitig helio- und geotropisch inducirten Keimpflanzen nicht in allen Fällen dieselbe sein muss, in welchen die Lichtstrahlen zur Längsaxe des Organs rechtwinkelig einfallen und das Organ in günstiger Neigungslage zu geotropischer Reizung sich befindet. Denn beleuchten wir die aufrecht stehende Pflanze seitlich horizontal, so gelangt sie in vielen Fällen nicht in die Lichteinfallsrichtung, sondern bildet einen Winkel mit der letzteren; während dieselbe Pflanze horizontal liegend von unten beleuchtet sich in die verticale Lichteinfallsrichtung genau einstellt. Mohl verzeichnet dieses Versuchsergebniss, ohne eine weitere Discussion desselben zu geben. Ein wesentlicher Factor wurde übrigens von Mohl noch ausser Acht gelassen, nämlich der zeitliche Verlauf der Reizreaction; es wurde nur der Endeffect der Reaction in Betracht gezogen.

Die Versuche Mohl's an horizontal liegenden, von unten her beleuchteten Pflanzen wurden von H. Müller (Thurgau)[1] wieder aufgenommen und in einiger Hinsicht erweitert. Es stellte sich heraus, dass manche der Untersuchungsobjecte sich gar nicht dem Lichte zukrümmten, sondern geotropisch aufwärts wuchsen. Müller fiel es auch auf, dass Stengel von *Fritillaria* hiebei einen Tag lang horizontal gerade blieben, um sich nach dieser Zeit erst aufwärts zu krümmen. Die meisten Keimpflanzen aber krümmten sich, Mohl's Angaben gemäss, vertical nach abwärts. In den Erörterungen seiner Versuche geht Müller kaum über die von Mohl kurz angedeuteten Sätze hinaus, indem er sagt, dass bei verschiedenen Pflanzen der Geotropismus verschieden stark der heliotropischen Krümmung entgegenwirkt. Die beobachtete zeitliche Verschiebung des Beginnes geotropischer Aufkrümmung wird nicht weiter theoretisch verwerthet und offenbar gleichfalls in dem eben angedeuteten Sinne aufgefasst. Die Untersuchungen Mohl's und H. Müller's haben wohl gezeigt, dass nicht in jeder beliebigen

---

[1] H. Müller, Über Heliotropismus. Flora, 1876, S. 65.

Lage der Pflanze zur Lotlinie die gleiche heliotropische Reizung im Verein mit dem Geotropismus des Versuchsobjectes immer dieselbe resultirende Gleichgewichtslage ausgelöst wird; die nahe liegende Frage, wie es sich bezüglich anderer Lagen als der horizontalen und vertical aufrechten verhält, blieb jedoch unbeantwortet. Besonders aber vermisst man die Klarstellung des zeitlichen Verlaufes der resultirenden Reaction. Es blieb dies Wiesner[1] vorbehalten, welcher Forscher in einer Reihe sorgfältiger und ausführlicher Untersuchungen mehrere dieser noch unbekannt gebliebenen Verhältnisse aufdeckte. Von Wiesner rührt der Nachweis her, dass vorher in aufrechter Stellung einseitig beleuchtet gewesene Pflanzen mancher Species sich horizontal gelegt deutlich später geotropisch aufwärts krümmen, als vorher nicht heliotropisch inducirte Pflanzen der gleichen Art. Es ist die vorausgegangene heliotropische Induction gleichsam ein Hinderniss für die geotropische Krümmungsfähigkeit.

In grossen allgemeinen Zügen fasste Pfeffer[2] das vorhandene Material über unseren Gegenstand zusammen, und mit seiner Darstellung ist auch bereits der Rahmen für die noch ausstehenden Detailforschungen gegeben. Neu ist besonders der von Pfeffer gegebene Hinweis auf die Möglichkeit, dass ein pflanzliches Organ, welches bestimmte heliotropische und geotropische Qualitäten besitzt, bei gleichzeitiger Wirksamkeit beider Richtungsbewegungen nicht unbedingt dieselbe Sensibilität für Licht und Schwerkraft zu haben braucht, wie wenn nur eine dieser Richtkräfte angreift. Die resultirende Stellung durch Zusammengreifen von Geotropismus und Heliotropismus ist ja nicht durch zwei unveränderliche Factoren bedingt, sondern entspricht nur den geotropischen und heliotropischen Eigenschaften des Organs unter den momentan gegebenen äusseren Verhältnissen. Natürlich kann diese Einflussnahme der beiden Richtungsimpulse auf einander sich entweder nur auf den resultirenden Krümmungserfolg oder auf den zeitlichen Verlauf der Reaction, oder auf beides erstrecken.

---

[1] J. Wiesner, Die heliotrop. Erscheinungen im Pflanzenreiche, I (1878) S. 55, 63, Sonderabdruck aus Denkschr. d. kais. Akad. d. Wissensch. in Wien.

[2] Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II, S. 338 (1881).

In neuester Zeit ist auf das Zusammengreifen von Geotropismus und Heliotropismus noch von Noll[1] Bezug genommen worden. In seiner vorwiegend speculativ gehaltenen Arbeit[2] führt Noll einen Versuch mit *Sinapis* und *Lepidium* an, die er theils am Klinostaten, theils frei aufrechtstehend einseitiger Beleuchtung aussetzte. Die Lichtstärke wurde so regulirt, dass die rein geotropische und die rein heliotropische Krümmung in der Zeiteinheit ungefähr die gleichen waren. Die freistehenden Pflanzen gelangten nur wenig später in die heliotropische Gleichgewichtslage als die am Klinostaten befindlichen, es war der Effect des Geotropismus daher im Verlauf und der Grösse der resultirenden Reaction äusserlich gleich Null. Die Beobachtung Noll's ist desshalb von Werth, weil sie auf die zeitlichen und die Grössenverhältnisse der einzelnen Reactionen für sich Rücksicht nimmt, und das Versuchsergebniss klar ausspricht, dass bei Zusammenwirken zweier in Bezug auf zeitlichen Verlauf und zu erzielenden Grösseneffect gleicher Richtungsimpulse, der eine derselben in dem zu Tage tretenden Effect äusserlich nicht sichtbar zu werden braucht. Mit den an diese Versuche sich knüpfenden Erörterungen Noll's über die Einwirkung des Lichtes auf geotropische Dispositionen der Pflanzen kann man sich hingegen nicht einverstanden erklären, zumal Noll die eben beschriebenen Vorgänge direct mit den von Stahl[3] beschriebenen Richtungsveränderungen an Nebenwurzeln bei Belichtung der letzteren in eine Parallele stellt. Noll übersieht vor allem dabei ganz, dass es sich bei den Stahl'schen Versuchen keineswegs um Heliotropismus handelt, sondern um eine Erscheinung, die mit der Richtung des Lichteinfalls in keinerlei Zusammenhang steht, und ebenso gut bei allseitiger Beleuchtung eintritt, wie bei einseitiger. Die »Änderung in der geotropischen Disposition« an den einseitig beleuchteten Keimpflanzen ist aber reine Wirkung

---

[1] Noll, Über heterogene Induction. Leipzig, 1892, S. 56.

[2] Vergl. hiezu die kritische Besprechung Pfeffer's in »Die Reizbarkeit der Pflanzen«, Verhandl. d. Gesellsch. deutsch. Naturf. und Ärzte, 1893. I. Die allgem. Sitzungen, S. 88.

[3] E. Stahl, Einfluss des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., Bd. II (1884), S. 383.

des Heliotropismus und wird durch allseitige Belichtung durchaus nicht inducirt.

Eine wesentliche Lücke in der Kenntniss dieser Vorgänge hat aber auch Noll nicht ausgefüllt, nämlich die Frage der gegenseitigen Beeinflussung geo- und heliotropischer Reizperception und geo- und heliotropischer Reaction. Und gerade darin liegt einer der Hauptangelpunkte für die Beurtheilung des Zusammenwirkens von Heliotropismus und Geotropismus.[1] Nicht genügend gewürdigt wurde bisher noch ein anderer Umstand, welcher die Relationen zwischen den specifischen heliotropischen und geotropischen Eigenschaften betrifft. Der einfachste Fall ist offenbar der, in welchem beide an der resultirenden Stellung betheiligten Richtungsimpulse jeder für sich allein in einer gegebenen Zeit den gleichen Krümmungseffect auslöst. Dies hat auch Noll in seinen oben angeführten Versuchen durch eine Regulirung der Intensität in der einseitigen Beleuchtung zu erreichen gesucht. Ganz einwurfsfrei ist aber diese Methode nicht zu nennen, wenn wir bedenken, dass sich die heliotropischen Qualitäten der Pflanze, die »Lichtstimmung«, mit einer Änderung in der Intensität des einfallenden Lichtes ändern können. Wir haben daher keinerlei Garantie dafür, dass in zwei Versuchsfällen, in denen die resultirende Stellung die gleiche, die Beleuchtungsintensität aber verschieden gross ist, das Zusammengreifen von Geotropismus und Heliotropismus in der gleichen Weise statt hat. Sicher werden wir aber gehen, wenn wir eine Lichtintensität zur heliotropischen Induction anwenden, welche dem empirisch bestimmten Optimum der heliotropischen Reactionsfähigkeit entspricht, und Pflanzen zum Versuch heranziehen, welche die heliotropische Krümmung unter optimalen Bedingungen mit demselben zeitlichen und Grösseneffect ausführen, wie die geotropische Krümmung. Ein derartiges Object fand ich z. B. in *Avena*- und *Lepidium*-Keimlingen. Geotropische und heliotropische Krümmung werden bei diesen Pflanzen unter opti-

---

[1] Man vergleiche hiezu die Bemerkung Pfeffer's in »Die Reizbarkeit der Pflanzen«, Verhandl. d. Gesellsch. deutsch. Naturf. und Ärzte, 1893. I (Die allgem. Sitzungen), S. 89, Anmerkung.

malen Bedingungen [1] gleich rasch und mit gleicher Intensität ausgeführt.

Ich überzeugte mich, dass auf dem Klinostaten unter einseitiger Beleuchtung rotirte Pflanzen zu gleicher Zeit ihre heliotropische Krümmung begannen, wie Keimlinge der gleichen Art, welche, im Dunkeln horizontal liegend, sich geotropisch aufrichteten. Die Krümmung schritt auch an den heliotropischen und geotropischen Pflanzen fast vollkommen gleich vor und die Endstellung (Krümmung um 90° bei *Avena* und *Lepidium*) war zu gleicher Zeit in beiden Fällen erreicht. Ich bestimmte auch das Minimum jener Zeit, welche bei heliotropischer und geotropischer Reizung nothwendig ist, um eben eine merkliche Induction zu erzielen. Wenn die Hafer- und Kressekeimpflanzen etwa 15 Minuten lang bei 18° C. Temperatur einseitig beleuchtet worden waren, oder durch die gleich lange Zeit im Dunkeln horizontal lagen und dann auf dem Klinostaten unter Lichtabschluss rotirt wurden, so war allemal eine Nachwirkung erzielbar, und zwar in diesen Fällen für Geotropismus und Heliotropismus von derselben Winkelgrösse. Man kann daher behaupten, dass sämmtliche Phasen der geotropischen und heliotropischen Reizvorgänge hier mit gleicher Schnelligkeit und gleichem äusseren Effect auftreten. Wirkt also Geotropismus oder Heliotropismus bei diesen Versuchen für sich allein, so functionirt der Aufnahmsapparat der Pflanze für den Reiz, sowie der Reactionsapparat mit der gleichen Schnelligkeit; wenigstens tritt äusserlich keine zeitliche oder Grössendifferenz bei den Reizvorgängen zu Tage. Soweit unsere experimentellen Mittel und Cautelen reichen, haben wir gleiche geotropische und heliotropische Verhältnisse hergestellt, und zum Vergleich brauchbar gemacht. Wird nun an derartig ausgewählten Versuchsobjecten ein Zusammengreifen von geotropischer und heliotropischer Reizung realisirt, so sind die Versuchsbedingungen so weit als thunlich vereinfacht. Ein Überwiegen von

---

[1] Über Optimum der Lichtstärke bezüglich heliotropischer Krümmung vergl. Wiesner, Die heliotrop. Erscheinungen, I, Wien 1878, S. 33. Dass die geotropische Reaction unter dem Einfluss der einfachen Schwerkraftrichtung nahezu bei optimaler Reizstärke verläuft, habe ich bereits an einem anderen Orte gezeigt (Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 27, S. 306 [1895]).

Geotropismus oder Heliotropismus, während deren antagonistischer Wirksamkeit, welches sich etwa in der resultirenden Stellung durch sehr starke Annäherung an die verticale oder horizontale Lage ausdrückt, beweist uns dann ohneweiters, dass einer der Impulse beim Zusammenwirken nicht so verlaufen ist, wie für sich allein. Welche Reizphasen, ob Perception oder Reaction, sich gegenseitig beeinflussten, ist eine weitere Sache, die bisher noch nicht näher verfolgt wurde.

Dass man aber nicht allein auf den resultirenden Effect, sondern auch auf den zeitlichen Verlauf des Zusammengreifens der Richtungsimpulse zu achten hat, ist bereits hervorgehoben worden. Man wird ebenso gut ein Nacheinander- als ein Nebeneinandergehen der Inductionen berücksichtigen müssen. In Bezug auf die einzelnen Phasen der Reizvorgänge wird man zu untersuchen haben, ob gleichzeitig stattfindende geotropische und heliotropische Perception einander beeinflussen können, ob ein pflanzliches Organ, welches geotropisch oder heliotropisch bereits inducirt ist, eine normale Reizempfindung für einen neuen andersartigen Impuls besitzt, und ob endlich eine directe Beinflussung geotropischer und heliotropischer Reizreaction unter sich stattfinden kann. Was den letzterwähnten Fall betrifft, so muss man sich ja vergegenwärtigen, dass die geotropische Reaction nicht dieselben Mittel in Anspruch nehmen muss wie die heliotropische, trotz gleichen äusseren Effectes, wobei ganz gut eine verschieden grosse Intensität der heliotropischen und geotropischen Reaction denkbar ist. Natürlich ist ein weiterer möglicher Fall, dass eine geotropische Reaction im heliotropisch gereizten Organ anders verläuft als im normalen, und umgekehrt.

Es erübrigt uns noch, darauf hinzuweisen, dass alle hervorgehobenen Gesichtspunkte sich eigentlich nicht allein auf das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus beziehen, sondern überhaupt auf ein Ineinandergreifen zweier Richtungsbewegungen, die entweder gleichzeitig angreifen oder mit einem gewissen Zeitunterschied. Eine besondere Bedeutung der Erkenntniss dieser Verhältnisse ist darin gelegen, dass wir dadurch Anhaltspunkte gewinnen können, um gewisse Richtungsverhältnisse, deren Auffassung als resultirende Stellungen

noch fraglich ist, besser zu beurtheilen. Vor allem ist da an die Seitenwurzeln, horizontalen Rhizome und andere plagiotrope Organe zu denken.

Experimenteller Theil.

I. Nacheinanderfolgende Inductionen.

A. Heliotropismus an geotropisch gereizten Organen.

Die Versuche beziehen sich insgesammt auf Keimpflanzen. Aus der grossen Anzahl der untersuchten Objecte beanspruchen diejenigen das hervorragendste Interesse, bei denen sich gleicher heliotropischer und geotropischer Effect bei isolirter Reizung ergab, die somit gewissermassen als gleichmässig heliotropisch und geotropisch empfindlich betrachtet werden können, wenn wir uns einen Vergleich ungleichartiger Reizvorgänge erlauben. Beispiele hievon sind Keimlinge von *Avena sativa*, *Phalaris canariensis*, *Lepidium sativum*, *Sinapis alba.* Bei Versuchen an dicotylen Pflanzen ist natürlich Rücksicht zu nehmen auf die spontane Nutation, und man muss die Pflanzen so orientiren, dass die Reizkrümmungen stets die Flanken des Keimlings betreffen und die Krümmungsebene somit auf der Nutationsebene senkrecht steht.

Legt man *Avena*-Keimpflanzen unter Lichtabschluss horizontal, so beobachtet man bei einer Temperatur von 17—20° C. etwa nach 60—70 Minuten die erste Spur einer Aufwärtskrümmung. Werden nun solche Pflanzen wieder aufrecht gestellt und nun einseitig beleuchtet, wobei die früher nach unten gekehrt gewesene Seite der Lichtquelle zugewendet wird, so beobachtet man zunächst eine geotropische Nachwirkung an den Keimlingen; sie krümmen sich vermöge der ertheilten Orientirung vom Lichte weg. Vergleicht man mit vorher nicht geotropisch gereizten Controlpflanzen, so kann man constatiren, dass die Krümmung sich zu gleicher Zeit wieder zu vermindern beginnt, als die Controlpflanzen heliotropische Reaction aufzuweisen beginnen. Das tritt nach etwa 60—70 Minuten ein. Hat man anderseits einen Theil der vorher horizontalgelegten Keimpflanzen nach ihrer Aufrechtstellung im Finstern belassen, so findet man an letzteren Pflanzen noch keine Verminderung

der geotropischen Nachkrümmung zu der angegebenen Zeit, sondern es haben im Gegentheil dieselben ihre maximale Krümmung noch nicht erreicht. Der Versuch lehrt uns, dass in dem untersuchten Falle die vorhergegangene geotropische Induction auf eine nachher eingeleitete heliotropische Reizung von keinem Einfluss ist. Die geotropisch inducirten Pflanzen reagiren ebenso heliotropisch, wie normale Keimlinge. Das gleiche Resultat ergibt sich aus Versuchen mit anderen Keimpflanzen, deren geotropische und heliotropische Reaction in zeitlichem Verlauf und Grösse übereinstimmen (*Phalaris*, *Lepidium*, *Sinapis*). Aber auch Pflanzen, deren geotropischer Reactionsverlauf viel rascher und energischer ist als der heliotropische, zeigen das gleiche Verhalten (*Helianthus*, *Impatiens*, *Phaseolus*, *Pisum*). Nie konnte eine Störung des heliotropischen Reactionsvermögens durch vorausgegangene geotropische Induction gefunden werden. Die Möglichkeit eines anderweitigen Vorkommens einer derartigen Störung ist aber selbstverständlich damit nicht sicher ausgeschlossen.

B. Geotropismus an heliotropisch gereizten Organen.

Setzen wir Keimpflänzchen von *Avena* oder *Phalaris* der Wirkung einseitig einfallenden Lichtes aus, und zwar verschieden lange Zeit, und legen dieselben sodann im Dunkeln horizontal, mit der früher der Lichtquelle zugewendeten Seite nach unten, so ist bezüglich der nun eintretenden geotropischen Reaction ein deutlicher Unterschied gegenüber vorher nicht heliotropisch gereizter Pflanzen vorhanden. Man beobachtet nämlich eine Verspätung des Eintrittes geotropischer Krümmung an den heliotropisch inducirten Pflanzen im Vergleich zu gleichzeitig horizontal gelegten Controlpflanzen. Es fällt diese Erscheinung schon an Keimlingen auf, welche relativ ganz kurze Zeit einseitig beleuchtet gewesen waren. Bereits 10 Minuten Belichtungsdauer äussert die beschriebene Wirkung auf den Geotropismus.

Variirt man in dem Versuche die Beleuchtungsdauer und vergleicht die zu verschiedenen Zeiten ins Dunkle horizontal gelegten Pflanzen mit vorher nicht heliotropisch gereizten, so

ist eine sehr deutliche Zunahme der geotropischen Reactionsverspätung mit Zunahme der vorhergegangenen Beleuchtungsdauer zu constatiren. Die Zeitwerthe schwanken natürlich innerhalb gewisser nicht zu enger Grenzen. Versuche, die ich mit Haferkeimlingen anstellte, ergaben im Mittel für:

10 Minuten heliotropischer Reizung	15—20′	Verspätung
20 » » »	30—40′	
30 » » »	60—65′	
40 » » » 50 » » »	60—70′	
60 » » »	120′	

geotropischer Aufrichtung im Vergleiche zu gleichzeitig horizontal gelegten Controlpflanzen. Die Versuche waren im Dunkelzimmer bei 17—19° C. Temperatur angestellt. Als Lichtquelle diente eine Argand'sche Lampe, die in 1 *m* Entfernung von den Pflanzen aufgestellt war. Es ist noch zu bemerken, dass eine Abwärtskrümmung in Folge heliotropischer Nachwirkung in schwachem Grade erst nach 30 Minuten langer heliotropischer Reizung auftrat, und mit Zunahme der Beleuchtungsdauer bis auf eine Stunde sich beträchtlich verstärkte. Als Zeitpunkt des Beginnes geotropischer Aufrichtung wurde bei heliotropisch abwärtsgekrümmten Keimlingen natürlich jener angesehen, in welchem sich der Winkel mit der Horizontalen eben zu verkleinern begann. *Avena* und *Phalaris canariensis* zeigen diese Erscheinung am schönsten. Weniger deutlich ist sie an Keimpflanzen von *Lepidium*.[1]

Die Verspätung des Eintrittes geotropischer Reaction nach vorhergegangener heliotropischer Reizung ist keine allgemeine Erscheinung. Keimpflanzen von *Helianthus annuus*, *Phaseolus multiflorus*, *Sinapis alba* z. B. zeigten, von mir daraufhin untersucht, keine Verschiebung des geotropischen Reactionseintrittes. Sehr deutlich und schön trat dagegen die Erscheinung hervor bei Gramineenkeimpflanzen, an den Sporangienträgern von *Phycomyces nitens*, etwas weniger ausgeprägt bei *Lepidium sativum*. Es fällt sofort auf, dass die »heliotropisch weniger

[1] Der Erste, der derartige Erscheinungen beobachtete, war bekanntlich Wiesner (Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich, I, Wien, 1878 [Separatabdruck aus den Denkschr. der kais. Akademie], S. 63).

empfindlichen« Pflanzen, nämlich jene, welche in aufrechter Stellung einseitiger Beleuchtung ausgesetzt sich um einen relativ kleinen Winkel aus der Lotlinie entfernen, ein negatives Versuchsergebniss geben. Dieselben Pflanzen besitzen, auch auf dem Klinostaten untersucht, eine längere heliotropische Inductionsdauer als es ihre geotropische ist. Auch unter Ausschluss des Geotropismus krümmen sich diese Pflanzen später dem Lichte zu, als sie sich im Dunkeln horizontal gelegt geotropisch aufrichten. Doch auch dann, wenn wir solche Versuchsobjecte so lange einseitig beleuchten, bis Reactionseintritt erfolgt (etwa 3—4 Stunden bei etiolirten *Helianthus*-Keimpflanzen) und sie nachher horizontal legen, hat die heliotropische Induction keinen Einfluss auf die Zeit des geotropischen Krümmungsbeginnes. Die Pflanzen krümmen sich in Folge heliotropischer Nachwirkung erst abwärts; die Krümmung beginnt sich aber in Folge heliotropischer Aufrichtung zu derselben Zeit zu vermindern, zu welcher nur geotropisch gereizte Vergleichspflanzen zu reagiren beginnen.

Es frägt sich nun: Welcher Art ist die durch den Heliotropismus gesetzte Veränderung in der geotropischen Reactionsfähigkeit? Die vorausgegangenen Erörterungen lehren, dass wir darüber am ehesten an solchen Pflanzen Anhaltspunkte erlangen können, an denen geotropische und heliotropische Reizvorgänge in allen Phasen äusserlich mit gleichem Grösseneffect und mit gleicher Schnelligkeit verlaufen. Werden solche Keimpflanzen erst eine kurze Zeit heliotropisch inducirt und sodann mit der, der Lichtquelle zugekehrt gewesenen Seite nach unten im Dunkeln horizontal gelegt, so setzen beide Actionen, die heliotropische (als Nachwirkung) und die geotropische mit kleiner Zeitdifferenz ein. Es muss also von Beginn an ein Ineinandergreifen der Reizreactionen statthaben, und es frägt sich, inwieweit die Verspätung des geotropischen Aufkrümmens auf diesen Umstand sich zurückführen lässt. Wie oben angegeben, ist die Verspätung des Eintrittes der geotropischen Krümmung umso bedeutender, je länger die vorausgegangene heliotropische Reizung gedauert hat. Mit Zunahme der Dauer heliotropischer Reizung geht aber eine Zunahme des ausgelösten Reizeffectes einher, bis zu einem

maximalen Werthe. Der Einfluss heliotropischer Reizung auf eine nachherige geotropische Induction ist somit auch umso grösser, je grösser der ausgelöste heliotropische Reizeffect ist. Dieses Verhältniss sahen wir ja auch in dem Umstande ausgedrückt, dass die Verspätung geotropischen Reactionseintrittes mit der Grösse der heliotropischen Nachwirkung zunahm. Steht die Verzögerung des geotropischen Krümmungsbeginnes nun in einem causalen Abhängigkeitsverhältniss zur Grösse der vorher inducirten heliotropischen Reizreaction, so würden wir von einer hemmenden Wirkung der letzteren auf die geotropischen Reactionsvorgänge zu sprechen haben. Dabei ist es wichtig, dass an den gewählten Versuchspflanzen beiderlei Reizvorgänge für sich in gleichem zeitlichen Verlauf und äusserlich gleicher krümmender Wirkung vor sich gehen. Wenn trotzdem eine hemmende Wirkung seitens des Heliotropismus auf den geotropischen Effect gefunden wird, so spricht dies für eine Ungleichartigkeit, eine relativ verschiedene Intensität beider Reizvorgänge, die nur beim Zusammengreifen derselben constatirt werden kann. Dass hingegen bei zwei aufeinanderfolgenden, in entgegengesetztem Sinne ertheilten g l e i c h a r t i g e n heliotropischen oder geotropischen Inductionen niemals eine Hemmung der zweiten Reaction vorkommt, lehrt der Versuch.

Eine Keimpflanze, die etwa $^3/_4$ Stunden lang von der einen Seite her beleuchtet wurde, sodann um 180° gedreht wird, krümmt sich wohl anfangs im Sinne der erst ertheilten Induction vom Lichte weg, ihre Krümmung beginnt sich aber zu gleicher Zeit zu vermindern und in die gegensinnige umzuschlagen, wie eine zu Beginn der zweiten Induction neu aufgestellte Vergleichspflanze heliotropisch reagirt. Ebenso krümmt sich eine Keimpflanze, die man eine Zeit lang horizontal gelegt, sodann um 180° gedreht hat, gleichzeitig nach aufwärts, wie eine im Zeitpunkt des Umdrehens hinzugelegte Controlpflanze. Gleichartige gegensinnige Impulse hemmen einander nie. Wenn es nun ungleichartige, entgegengesetzt wirkende Inductionen von sonst gleich schnellem Verlauf und gleicher krümmender Wirkung thun, so müssen wir eine Verschiedenheit in den Leistungen ihrer mechanischen Mittel annehmen, die sich nur in dem Falle der Gegenwirkung experimentell erweisen lässt.

Es ist diese Erscheinung von Interesse, weil sie zeigt, dass bei gleicher äusserer Wirkung zweier Richtungsimpulse dennoch Verschiedenheiten bezüglich ihrer Action obwalten können. Aus dem gleichen Effect darf nicht auf Gleichheit der Mittel der Reaction geschlossen werden. Man kann diese Ergebnisse geltend machen gegen das von Sachs[1] auch für die pflanzlichen Reizvorgänge angenommene Princip der specifischen Energie nach Johannes Müller. Neuerdings scheint sich auch Rothert[2] zu dieser Ansicht hinzuneigen, wie bereits früher Noll[3] die Sachs'sche Idee acceptirt hatte. Dagegen hat sich andererseits Pfeffer[4] entschieden gegen die Annahme von specifischen Energien im Sinne Johannes Müller's bei Pflanzen ausgesprochen. Die oben angeführten Beobachtungen können nur die von Pfeffer geltend gemachten Gegengründe verstärken.

Wie uns aber Versuche mit rascher geotropisch, als heliotropisch reagirenden Pflanzen *(Helianthus, Cucurbita, Ricinus)* zeigten, hat bei diesen die heliotropische Action keinen hemmenden Einfluss auf den Geotropismus. Wir dürfen daher nicht für die heliotropische Reaction überhaupt die dargelegten Relationen zur geotropischen Reaction in Anspruch nehmen, sondern das oben Gesagte kann nur für den speciellen Fall der gleichmässig verlaufenden heliotropischen und geotropischen Reaction an einer Pflanze gelten. Die Mechanik der heliotropischen Krümmungsvorgänge muss ja nicht an allen Objecten identisch sein, ebensowenig die der geotropischen.

Jedoch nicht allein einen hemmenden Einfluss seitens der heliotropischen Reaction auf die geotropische Reaction sind wir anzunehmen berechtigt. Es ist noch die Möglichkeit zu erwägen, dass an der bereits heliotropisch gereizten Keimpflanze

---

[1] J. Sachs, Über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. Arbeiten d. botan. Inst. zu Würzburg, II, S. 282 (1879) und Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Leipzig 1887, S. 622.

[2] W. Rothert, Über Heliotropismus. Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, VII, S. 184 (1894).

[3] F. Noll, Über heterogene Induction. Leipzig 1892, S. 16.

[4] W. Pfeffer, Die Reizbarkeit der Pflanzen. Verhandl. der Gesellsch. deutscher Naturforscher und Ärzte, 1893, I. Theil, S. 90.

keine normale geotropische Empfindlichkeit, sondern eine Herabsetzung der letzteren sich vorfindet, und dass die Verspätung des geotropischen Reactionseintrittes wenigstens theilweise durch Veränderung der geotropischen Reizempfindlichkeit bedingt ist. Die Beobachtung, dass einer längeren Dauer der vorausgegangenen heliotropischen Reizung und einer in Folge dessen grösseren heliotropischen Nachwirkung eine vermehrte Verspätung des geotropischen Krümmungsbeginnes entspricht, schliesst die genannte Möglichkeit nicht aus. Wenn auch mit Zunahme der heliotropischen Inductionsdauer die Latenzperiode der heliotropischen Reizung nicht abnimmt, so kann man doch die Zunahme der als Nachwirkung erzielbaren Winkelgrösse auf eine vermehrte Intensität der heliotropischen Reizperception beziehen. Und da sich eine angenommene Änderung der geotropischen Empfindlichkeit durch heliotropische Reizung vor allem auf Beeinflussung der heliotropischen und geotropischen Reizperception untereinander zurückgeführt werden müsste, so wäre es verständlich, dass verstärkte heliotropische Empfindung auch eine umso intensivere Einwirkung auf die geotropische Empfindlichkeit hat. Natürlich fusst diese Annahme auf dem Nebeneinanderbestehen beider Perceptionen. Dass die heliotropische Perception wirklich nach Aufhören der einseitigen Beleuchtung bis zum Eintritt der geotropischen Reizaction nachhält, lässt sich leicht zeigen, indem man die Keimpflanze durch die gleiche Zeit nach Aufhören der beiderseitigen Beleuchtung durch Fixirung mittels übergeschobener Glasröhrchen an der Krümmung hindert. Noch nach mehreren Stunden, auch nach kurzdauernder Beleuchtung, ist an solchen Pflanzen am Klinostaten, nach Entfernung der hindernden Glasröhrchen, eine heliotropische Nachwirkung erzielbar. Die äusseren Bedingungen zum Ineinandergreifen der heliotropischen und geotropischen Reizperception sind somit gegeben. Die Entscheidung aber, ob ein solches thatsächlich stattfindet, ist nicht mit voller Sicherheit zu fällen. Die zu erwähnenden Versuche lassen es aber nicht wahrscheinlich erscheinen, dass eine Herabsetzung der geotropischen Empfindlichkeit durch eine vorausgegangene heliotropische Induction stattfindet. Um zu beurtheilen, ob die geotropische Reizempfind-

lichkeit einer Pflanze herabgesetzt oder normal ist, können wir uns einmal der vergleichenden Grössenbestimmung jener Zeit bedienen, die vom Beginn der Reizung bis zum Beginn der geotropischen Krümmung verstreicht (Latenzperiode der geotropischen Reizung), oder wir können als Mass der Reizempfindlichkeit die, jedesmal nach gleichlanger Induction erzielbare Winkelgrösse der geotropischen Nachwirkung benützen. Da in unserem Falle eine Veränderung der bis zum Krümmungseintritt verlaufenden Zeitlänge durch den Versuch bereits festgestellt ist, so haben wir noch die zweite Methode zuhilfe zu nehmen. Setzen wir Keimlinge von *Avena* oder *Lepidium* einer einseitigen Beleuchtung 50—60 Minuten hindurch aus, wobei die Pflanzen aufrecht stehen, legen die Versuchspflanzen sodann etwa durch dieselbe Zeit hindurch horizontal mit der, der Lichtquelle früher zugewendet gewesenen Seite nach unten, und bringen die Pflanzen sodann unter Lichtabschluss auf den Klinostaten, so weisen die Pflanzen zuerst eine Nachwirkungskrümmung im Sinne der heliotropischen Reizung auf, sodann geht die Krümmung aber in eine entgegengesetzt gerichtete über, im Sinne der zweiten geotropischen Induction. Vergleichen wir nun, sobald die geotropische Nachwirkung ihr Maximum erreicht hat (was in etwa 6—8 Stunden der Fall ist), die Winkelgrösse derselben mit der Grösse der geotropischen Nachwirkung, welche Keimpflanzen aufweisen, die gleichzeitig mit den zuerst heliotropisch gereizten durch die gleiche Zeit horizontal gelegt und sodann auf den Klinostaten gebracht waren, so ergibt sich kein Unterschied. Bei gut geotropisch reagirenden Objecten beträgt die Grösse der geotropischen Nachwirkung in beiden Fällen 90°. Dieses Versuchsresultat spricht somit nicht direct für eine Alteration der geotropischen Empfindlichkeit nach vorhergegangener heliotropischer Reizung. Freilich ist dieses negative Ergebniss auch kein unbedingter Beweis gegen die Möglichkeit der obigen Annahme.

Wenn wir aufrecht stehende heliotropisch reizbare Pflanzen bezüglich des zeitlichen Eintrittes der heliotropischen Reaction vom Beginn der Belichtung an gerechnet vergleichen mit Pflanzen, die unter sonst gleichen Bedingungen am Klinostaten einseitiger Beleuchtung unterworfen werden, so beobachten wir

bezüglich des Zeitpunktes des Krümmungseintrittes ein übereinstimmendes Verhalten. Dies gibt bereits Wiesner[1] an, und es ist die gegentheilige Angabe bei H. Müller[2], welcher ein früheres Eintreten heliotropischer Krümmung bei Ausschaltung des Geotropismus angibt, dementsprechend zu corrigiren. Der weitere Verlauf der heliotropischen Krümmung ist aber bei den freistehenden und den Klinostatenpflanzen sehr verschieden. Bereits sehr bald nach Beginn der Reaction macht sich an den aufrecht stehenden Pflanzen ein beträchtlich verlangsamter Verlauf der heliotropischen Krümmung geltend, der in dem Gegenwirken des Geotropismus seinen Grund hat. Es ist daraus zu schliessen, dass durch die vorausgegangene heliotropische Reizung eine wesentliche Herabsetzung der geotropischen Empfindlichkeit nicht gut stattgefunden haben kann. Auch aus diesem Grunde kann man sich also nicht für eine Beeinflussung der geotropischen Perception der heliotropisch gereizten Pflanzen entscheiden.

Gewiss lässt sich hingegen die Verzögerung des Eintrittes geotropischer Krümmung an heliotropisch gereizten Pflanzen auf eine hemmende Gegenwirkung der heliotropischen Reaction, auf die geotropischen Krümmungsvorgänge zurückführen. Und zwar kommt diese Fähigkeit zu hemmen dem heliotropischen Reizvorgang[3] allein zu, nicht aber dem geotropischen; ersterer erweist sich gegebenen Falles als der stärkere. Gleichartige Inductionen beeinflussen einander in ihrem Effect in keiner Weise.

II. Gleichzeitig erfolgende Inductionen.

Hatten wir bei der Untersuchung der gegenseitigen Beeinflussung nacheinander inducirter Reizbewegungen nur den Eintritt und den Verlauf der zweiten Richtungsbewegung zu

[1] Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen, I, S. 57, Wien 1878.

[2] H. Müller, l. c.

[3] Dass der beeinflussende Factor wirklich der Heliotropismus und nicht etwa eine andere Wirkung der Belichtung ist, zeigt der erfolglose Verlauf obiger Versuche, die man mit Pflanzen ausführt, welche aufrechtstehend um eine verticale Axe vor der Lichtquelle am Klinostaten rotirt wurden. Es ist dann keinerlei Verzögerung des Eintrittes einer nachher inducirten geotropischen Action zu constatiren.

beachten, so kommt bei gleichzeitiger Einwirkung zweier Richtkräfte auf einen reactionsfähigen Pflanzentheil, natürlich ausser den Modalitäten von Eintritt und Verlauf der resultirenden Bewegung, noch die Verschiedenheit des endlichen Effectes der zusammenwirkenden Impulse in Betracht. Wie in den bisherigen Versuchen mit nacheinander folgenden Impulsen, so gilt auch bei gleichzeitiger Induction bezüglich des Studiums von Krümmungseintritt und Reactionsverlauf der Grundsatz, zu diesen Versuchen besonders Objecte heranzuziehen, deren »Latenzperiode« für Geotropismus und Heliotropismus gleich ist und deren helio- und geotropischer Reactionsverlauf nach Zeit und Grösseneffect möglichst ähnlich vor sich geht. Denn sonst können wir selbstverständlich auch hier nicht auf ein möglichst vollkommenes Zusammengreifen der Richtungsbewegungen rechnen. Die Qualität des Endeffectes der zusammenwirkenden Impulse hingegen müssen wir auch an Pflanzen in Betracht ziehen, welche bezüglich zeitlichen Eintrittes und Verlaufes der geotropischen und heliotropischen Krümmung Verschiedenheiten aufweisen.

Wollen wir an einer Pflanze die Wirkung gleichzeitiger heliotropischer und geotropischer Reizung untersuchen, so werden wir auch da von einer Variation der Reizstärke (Schwerkraft, Licht) absehen müssen, um den Factor einer Reizstimmungsänderung auszuschalten. Wir beschränken uns wiederum auf einfache Schwerkraftwirkung, und jene Lichtstärke, welche an der aufrecht stehenden Pflanze in der möglichst kurzen Zeit Eintritt heliotropischer Reaction bewirkt. Die Änderung der Versuchsbedingungen kann einmal erzielt werden durch Variation der Lage des Versuchsobjectes zur Lotlinie, wobei der Lichteinfall stets entweder in verticaler oder horizontaler Richtung erfolgt, so dass beide Richtkräfte mit einander in allen Fällen einen rechten Winkel einschliessen. Weitere Versuche beschränken sich nicht auf diesen Fall, sondern betreffen Anordnungen, in denen die Lichteinfallsrichtung mit der Lotlinie jeden beliebigen anderen Winkel als einen rechten einschliesst und die Versuchspflanzen wie im ersten Falle verschiedene Lagen zum Horizont einnehmen. Die Discussion der einzelnen Versuche ist im Folgenden dermassen gegeben,

dass für jeden einzelnen Fall gesondert die Änderungen in Eintritt und Verlauf der inducirten Action, sowie die Grösse des erzielten Effectes dargelegt werden.

Reihe A. Die Richtung des Lichteinfalls horizontal.

1. Pflanze aufrechtstehend, Lichteinfall horizontal.

Die diesbezüglichen Versuche betreffen zum grössten Theil etiolirte junge Keimpflanzen. Von anderen Pflanzenorganen wurden Sporangienträger von *Phycomyces nitens* und die negativ heliotropisch reizbaren Würzelchen von *Sinapis alba* (in Wasser cultivirt) herangezogen. Es wurde bereits oben erwähnt, dass junge Haferkeimlinge oder Keimpflanzen von *Lepidium* aufrechtstehend und einseitig beleuchtet, den Eintritt heliotropischer Krümmung zu derselben Zeit zeigen, wie gleichartige Pflanzen, die auf dem Klinostaten unter einseitiger Beleuchtung in verticaler Ebene gedreht werden. Auf den heliotropischen Reactionseintritt hat der Geotropismus keinen Einfluss. H. Müller-Thurgau hatte zwar anders lautende Angaben gemacht, doch sind dieselben bereits von Wiesner richtig gestellt worden. Der weitere Verlauf der Reaction ist aber bei den aufrechtstehenden, gegenüber den Klinostatenpflanzen, von allem Anfang an ein viel langsamerer und es gelangen die Klinostatenpflanzen bedeutend früher in ihre heliotropische Gleichgewichtslage, als die aufrechtstehenden Pflanzen in die resultirende Endstellung.

Für den zuerst einsetzenden Vorgang an den aufrechtstehenden heliotropisch gereizten Pflanzen werden wir die heliotropische Perception ansehen, die äusserlich unbeeinflusst von geotropischen Reizvorgängen vor sich geht. Desshalb ist ja der Beginn der Krümmung zeitlich der gleiche, wie bei Anwendung der Rotation am Klinostaten. So wie aber die sich heliotropisch krümmende Keimpflanze aus der Verticalen sich entfernt, tritt sie unter Bedingungen, welche vermöge des Geotropismus eine Rückkrümmung in die Ausgangslage auslösen müssen. Die heliotropische Krümmung schreitet wohl weiter fort, jedoch verlangsamt. Dass die Hemmung die heliotropische Reaction betrifft, nehmen wir an, weil die heliotropische

Perception ohne geotropische Gegenwirkung geschah. Die Beobachtung jedoch, dass die Verlangsamung der heliotropischen Krümmung von allem Anfang an stattfindet (sehr deutlich bei *Avena*-Keimlingen zu verfolgen), muss uns zu einiger Vorsicht in der Beurtheilung dieser Verhältnisse mahnen. Es scheint dieses frühe Einsetzen der Hemmung heliotropischer Krümmung darauf hinzudeuten, dass in der Verticallage dennoch eine geotropische Gegenwirkung auf die heliotropische Reizung ausgeübt wird; denn im gegentheiligen Falle müsste man erwarten, dass die Hemmung der heliotropischen Action erst nach Ablauf der specifischen Latenzperiode des geotropischen Reizes beginnt, und nicht von Anfang an zu beobachten ist. Dass aber in der Gleichgewichtslage der geotropische Reiz thatsächlich wirksam ist, haben wir aus einer Reihe von Thatsachen zu schliessen, von denen ich hier nur die Richtungsänderung von Nebenwurzeln, wenn man an ihnen Rotation am Klinostaten einleitet, und den autotropischen Ausgleich geotropischer Krümmung an Hauptwurzeln erwähnen will.[1]

Bei der Beurtheilung des Krümmungsverlaufes an den aufrechtstehenden heliotropisch gereizten Pflanzen ist natürlich des weiteren zu beachten, dass mit der fortschreitenden Änderung des Neigungswinkels die auszulösende heliotropische und geotropische Wirkung sich quantitativ ändern muss, und zwar in entgegengesetztem Sinne, ein Verhältniss, welches die hemmende Wirkung des Geotropismus begünstigen muss.

Die den Krümmungsbeginn und den Reactionsverlauf betreffenden Versuche beziehen sich eben nur auf Pflanzen, welche bei optimaler Reizstärke ihre geotropische und heliotropische Krümmung gleich rasch und intensiv ausführen. Man kann die verlangsamte Reaction sehr schön an Keimlingen von *Avena*, *Lepidium* und an Sporangienträgern von *Phycomyces* beobachten. Wenn Noll[2] an Keimpflänzchen von *Sinapis* und *Lepidium,* deren heliotropische Reaction durch Abstufung der

---

[1] Vergl. Pfeffer, Die Reizbarkeit der Pflanzen. Verhandl. d. Gesellsch. deutscher Naturforscher und Ärzte, 1893, I. Theil, S. 84, Anmerkung. Über Autotropismus auch Czapek, Untersuchungen über Geotropismus. Jahrbücher f. wiss. Bot., Bd. 27, S. 312 (1895).

[2] F. Noll, Über heterogene Induction. Leipzig 1892, S. 57.

Beleuchtungsintensität der geotropischen Reaction gleichgestellt war, fast gleich schnellen Krümmungsverlauf wie am Klinostaten sah, so dürfte dies an besserer heliotropischer Reactionsfähigkeit seines Materials gelegen haben; vielleicht war aber auch in Noll's Versuchen eine von Anfang an, wenn auch in geringem Masse, verlangsamte Krümmung vorhanden.

Die die Grösse des resultirenden Effectes betreffenden Versuche wurden derart angestellt, dass die Pflanzen 24 Stunden lang im Dunkelzimmer einseitig beleuchtet wurden, und der Krümmungswinkel nach Ablauf dieser Zeit an zahlreichen Exemplaren gemessen wurde, an der Pflanze selbst und an genauen Zeichnungen derselben. Die individuellen Schwankungen der Winkelgrösse sind relativ sehr bedeutend, wie man in jedem grösseren Satz von Keimlingen bemerken kann. Wegen der genügend langen Versuchsdauer braucht man sich nicht auf Objecte zu beschränken, welchen möglichst gleichmässig verlaufende heliotropische und geotropische Reizvorgänge eigen sind, sondern kann auch dabei Pflanzen heranziehen, die mehr minder grosse Unterschiede in der Zeitdauer des Eintrittes und der Schnelligkeit des Verlaufes helio- und geotropischer Krümmung zeigen. Je nach der Pflanzenart ist bekanntlich der resultirende Krümmungswinkel verschieden gross. Es gibt Pflanzen, die sich direct horizontal in die Lichteinfallsrichtung stellen (*Phycomyces, Pilobolus, Vicia sativa* nach Wiesner), andere bilden einen kleinen Winkel mit der Lichteinfallsrichtung (*Lepidium, Avena, Phalaris, Sinapis, Linum*); andere endlich weichen auch nach länger dauernder heliotropischer Induction nur wenig von der Verticalen in ihrer Richtung ab (*Helianthus, Impatiens, Phaseolus* u. a.). Die negativ heliotropischen Keimwurzeln von *Sinapis alba* stellen sich in einen Winkel von 40—50° zur Verticalen. Dass sich eine Ungleichheit in der geo- und heliotropischen Krümmungsfähigkeit und Empfindlichkeit im resultirenden Effecte zu Gunsten der bevorzugten Richtungsbewegung äussern muss, braucht nicht weiter auseinandergesetzt zu werden. Hervorzuheben ist aber, dass in jenen Fällen wo gleiche Intensität von Perception und Reactionsfähigkeit bezüglich Geotropismus und Heliotropismus dem Experimente nach vorausgesetzt werden kann (*Avena, Phalaris, Lepidium,*

Phycomyces), im resultirenden Effect stets ein Überwiegen des Heliotropismus hervortrat. So stellt sich *Phycomyces* ganz in die Einfallsrichtung der Lichtstrahlen, die übrigen genannten Pflanzen in einen Winkel von durchschnittlich nur 20° gegen das einfallende Licht. Auch hier, wie bezüglich der hemmenden Wirkung auf eine nachfolgende geotropische Induction, äussert sich ein Intensitätsunterschied der Reactionen zu Gunsten der heliotropischen, ohne dass bei einem Vergleiche der einzelnen geo- und heliotropischen Reizphasen äusserlich ein merkbarer Unterschied hervortritt.

2. Pflanze horizontal. Licht fällt horizontal ein, von dem apicalen Ende der Pflanze her parallel zur Längsaxe der letzteren.

Die Ergebnisse bei dieser Versuchsanordnung sind analog den im vorhergehenden dargelegten Verhältnissen.

Der Reactionseintritt erfolgt an den zu den diesbezüglichen Beobachtungen geeigneten Objecten zu derselben Zeit, wie der Beginn der geotropischen Krümmung an im Dunkeln gehaltenen Vergleichspflanzen. Der weitere Verlauf der Reaction hingegen zeigt sich gegenüber den Controllepflanzen von Anbeginn an wesentlich verlangsamt. Die rein geotropisch sich krümmenden Objecte haben bereits einen viel grösseren Krümmungswinkel erreicht, wenn die beleuchteten Pflanzen eben erst in ihre Endstellung gelangen. Was oben von den seitlich beleuchteten aufrechtstehenden Versuchsobjecten gesagt wurde, können wir mithin auch auf die horizontalen, von vorne beleuchteten Pflanzen übertragen. Obzwar der zeitliche Beginn des Reactionseintrittes gegenüber einem rein geotropischen keine Änderung erkennen lässt, dürfen wir aus der vom Anfang der Krümmung an zu beobachtenden Verlangsamung des Reactionsverlaufes vielleicht auf eine bereits stattfindende heliotropische Beeinflussung schliessen, welche schon in der Horizontallage der von vorne beleuchteten Pflanze einsetzt, allein in keiner zeitlichen Verschiebung des Reactionsbeginnes sich äussert.

Die Winkelgrösse der resultirenden Endstellung ist dieselbe, wie sie von Pflanzen der gleichen Species aus der normalen orthotropen Stellung aus bei einseitiger Beleuchtung

erreicht wird. Das Gleiche gilt, wie noch ausgeführt werden wird, von invers aufgestellten seitlich beleuchteten Pflanzen. Wir können demnach sagen, dass dieser Winkel für die resultirende Stellung heliotropisch und geotropisch reizbaren Pflanzen einer bestimmten Species bei horizontalem seitlichem Lichteinfall (von bestimmter Intensität) charakteristisch ist. Er entspricht der rechtwinkeligen Stellung beider Richtkräfte (Fortpflanzungsrichtung des Lichtes und der Anziehung durch die Gravitation), und er kann als heliotropischer Grenzwinkel bezeichnet werden.

Nachstehend folgen die als Mittelzahlen vieler Versuche empirisch bestimmten Werthe des heliotropischen Grenzwinkels für eine Reihe von Pflanzenarten:

Phycomyces nitens	0°
Pilobolus crystallinus	0
Vicia sativa	20
Avena sativa	20
Phalaris canariensis	20
Linum usitatissimum	20
Brassica Napus	20
Datura Stramonium	20
Lepidium sativum	30
Sinapis alba (Keimstengel)	30
Pisum sativum	30
Vicia Faba	30
Phaseolus multiflorus	30
Sinapis alba (Wurzel)	40
Helianthus annuus	45
Ricinus communis	45
Cucurbita Pepo	50

Sachs[1] hat bekanntlich den Winkel, welche Nebenwurzeln vermöge ihres Geotropismus unter normalen Vegetationsbedingungen mit der Lotlinie bilden, als geotropischen Grenzwinkel bezeichnet. Dabei wirkt auf die Nebenwurzeln

[1] S. Sachs. Über das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln, II. Arbeiten des bot. Inst. zu Würzburg; Bd. 1, Heft IV (1874), S. 617.

keine andere äussere Richtkraft, ausser der Schwerkraft ein. Es könnte nun befremdlich erscheinen für den resultirenden Winkel, den ein orthotroper Pflanzentheil, unter dem bekannten Einfluss zweier rechtwinklig zu einander angreifender Richtkräfte stehend, gegen die Lotlinie bildet, den analogen Ausdruck »heliotropischer Grenzwinkel« zu gebrauchen. Es ist aber in der That zwischen der plagiotropen Stellung der Nebenwurzeln und der resultirenden Stellung, die ein orthotropes geotropisch und heliotropisch reizbares Organ bei einseitig horizontal einfallender Beleuchtung einnimmt, mehr wie eine äusserliche Ähnlichkeit vorhanden, wie ich bezüglich der Seitenwurzeln noch an anderer Stelle zu begründen hoffe. Hier will ich nur auf die resultirende Stellung orthotroper Organe bei gleichzeitiger heliotropischer und geotropischer Reizung eingehen.

Wie oben erwähnt, nehmen junge *Avena*-Keimpflanzen (ihr heliotropisch empfindlicher Cotyledo) gegen horizontal einfallendes Licht als Endstellung einen Neigungswinkel von circa 70° gegen die Verticale, oder einen heliotropischen Grenzwinkel, von 20° ein. Bringt man vorher aufrecht im Dunkeln gewesene Pflänzchen sofort in den heliotropischen Grenzwinkel, so dass sie von Anfang an mit den horizontal einfallenden Lichtstrahlen einen Winkel von 20° bilden, so bleiben sie, wie man a priori nicht für ausgeschlossen gehalten hätte, nicht dauernd in dieser Lage, sondern krümmen sich binnen der normalen Inductionszeit leicht geotropisch aufwärts, doch nur an der Spitze. Diese geotropische Krümmung verschwindet in wenigen Stunden wieder, und die Pflanze bleibt hierauf dauernd in der ihr anfangs ertheilten Lage. Vollkommen deutlich gelang dieser Versuch nicht mit allen untersuchten Pflanzenspecies; am besten mit Gramineen- und Cruciferenkeimlingen. Dabei ist nicht etwa eine durch den geringen Winkel, welchen die Längsaxe der Pflanzen mit der Lichteinfallsrichtung bildet, bedingte Verlängerung der heliotropischen Inductionszeit im Spiele. Denn wenn man Pflanzen am Klinostaten rotirend unter demselben Einfallswinkel heliotropisch reizt, so erfolgt der Krümmungseintritt ohne merkliche Verspätung gegenüber einer Reizung unter grösserem Einfallswinkel·

Setzt man die Pflanzen, bevor man sie in die Lage des heliotropischen Grenzwinkels bringt, vorher in aufrechter Stellung dem Einflusse horizontal einfallender Lichtstrahlen aus, jedoch nicht allzulange ($^1/_2$ Stunde), um keine intensive Nachwirkung zu erhalten, so fällt der Versuch ganz analog dem erwähnten aus. Auch da entsteht, freilich durch die vorausgegangene heliotropische Induction verspätet, eine geotropische Aufkrümmung, welche sich nach einigen Stunden wieder durch heliotropische Gegenwirkung wieder ausgleicht. Diese Versuche beweisen, dass auch in der resultirenden Endstellung die geotropische Reizperception fortdauert, wenn auch sonst die geotropische Action durch den gegenwirkenden Heliotropismus verhindert wird. Dass die geotropische Empfindlichkeit in der resultirenden Stellung thatsächlich keine Schwächung durch den Heliotropismus erfährt, lehrt uns der Versuch, indem man die Versuchspflanzen um einen kleinen Winkel über die resultirende Stellung hinaus gegen die horizontale Lage hin dreht. Es krümmen sich die Pflanzen zur normalen Zeit wieder in die resultirende Stellung geotropisch zurück. Der resultirende Krümmungseffect ist mithin wohl anzusehen als bestimmt durch die Gegenwirkung der heliotropischen und geotropischen Reaction, ohne dass eine Schwächung der geotropischen Perceptionsfähigkeit erfolgt wäre. Es lehrten uns bereits die Versuche, mit aufeinanderfolgender heliotropischer und geotropischer Reizung, dass trotz äusserlich gleichem Verlauf und Grösseneffect zwischen heliotropischer und geotropischer Reaction doch Differenzen, die wir einer Intensitätsverschiedenheit vergleichen können, obwalten. So müssen wir auch hier die Prävalenz der heliotropischen Bestrebungen auffassen, wie sie sich in dem Winkel der resultirenden Stellung gleichmässig geotropisch und heliotropisch reagirender Pflanzenorgane ausprägt. Wenn, wie bei *Phycomyces,* in der resultirenden Stellung der Geotropismus nicht zum Ausdruck kommt, so ist dies nur der extremste Fall.

Wie zu erwarten, ist eine constante Grösse des Grenzwinkels orthotroper Pflanzentheile nicht nur giltig für das Zusammengreifen von Heliotropismus und Geotropismus, falls Licht und Schwerkraft rechtwinkelig zu einander angreifen,

sondern auch für die Combinationen zweier anderer Richtkräfte unter ähnlichen Bedingungen. Leicht festzustellen ist dasselbe Gesetz für das Zusammengreifen von Geotropismus und Hydrotropismus an verschiedenen Keimwurzeln, sowie des negativen Geo- und Hydrotropismus der Sporangienträger von *Phycomyces*.

3. Pflanze invers senkrecht. Einseitiger Lichteinfall in horizontaler Richtung.

Hierüber ist eigentlich nichts neues zu sagen, weil die Ergebnisse mit den bei den beiden ersterwähnten Versuchsanordnungen erzielten übereinstimmen.

Vergleichen wir eine seitlich durch horizontal einfallendes Licht beleuchtete, invers aufgestellte Keimpflanze von *Avena* oder *Helianthus* bezüglich der Zeit des Eintrittes der Reaction mit gleichzeitig verdunkelt invers aufgestellten Pflanzen derselben Art, so ergibt sich kein Unterschied zwischen den heliotropisch gereizten und den bloss geotropisch inducirten Objecten. Wir arbeiten bei unseren Versuchen stets unter optimalen Bedingungen zur helio- und geotropischen Reizung. Wenn bei gleichsinnigem Zusammenwirken beider Richtkräfte die Inductionszeit dieselbe ist, wie für eine einzelne Richtkraft (vorausgesetzt, dass, wie z. B. bei *Avena*, gleichartige äussere Verhältnisse obwalten), so müssen wir annehmen, dass die Mechanik des Krümmungsverlaufes eben keinen schnelleren Eintritt einer Reizaction gestattet.

Es lässt sich weiter feststellen, dass auch der weitere Krümmungsverlauf gegenüber dem rein geotropischen in keiner Weise zeitliche Verschiedenheiten darbietet und die Pflanze kommt in ihre resultirende Endstellung etwa zu derselben Zeit, zu welcher die rein geotropische Vergleichspflanze auf ihrem Wege in die aufrechte Stellung dieselbe Lage passirt. Der Heliotropismus beschleunigt demnach den Reactionsverlauf nicht. Natürlich wird auch zu der Zeit, zu welcher die Pflanze in die Horizontallage vorübergehend zu stehen kommt, keine directe krümmende Wirkung des einseitig einfallenden Lichtes stattfinden können; dagegen wird wohl eine heliotropische Nachwirkung auch in dieser Lage vorhanden sein müssen. Wenn nun die Horizontallage passirt ist, so wird die

Wirkung von Geotropismus und Heliotropismus in eine gegensinnige übergehen, doch zeigt sich kein äusserer Erfolg des Entgegenwirkens in der Schnelligkeit der Krümmung, indem die heliotropische directe Reizung in Folge des kleinen Winkels mit der Lichteinfallsrichtung keine genügende Wirkung auslöst.[1]

Der resultirende Krümmungseffect ist der gleiche Winkel, wie er an der horizontalen oder aufrechtstehenden Pflanze unter sonst gleichen Bedingungen zustande kommt. Der heliotropische Grenzwinkel ist also für ein bestimmtes orthotropes Pflanzenorgan bei horizontal einseitig einfallendem Licht von bestimmter Intensität eine constante Grösse, wie immer auch die Pflanze ursprünglich gegen die Verticale orientirt sein mag.

Reihe B. Richtung des Lichteinfalls vertical von unten.

1. Pflanze horizontal. Lichteinfall senkrecht von unten.

Wie bereits Eingangs erwähnt, sind derartige Versuche schon von H. v. Mohl[2] angestellt und mit denselben Resultaten von Müller-Thurgau[3] wiederholt worden.

Meine Versuche waren ebenfalls in der Form angestellt, dass die horizontal liegenden Pflanzen mittelst Spiegel von unten her beleuchtet wurden, während im übrigen zwischen ihnen und der Lichtquelle ein schwarzer Schirm sich befand.

Werden Keimpflanzen von *Avena* in der geschilderten Weise im Dunkelzimmer bei 18—20° C. geotropisch und heliotropisch gereizt, so beobachtet man binnen der normalen geotropischen Inductionszeit, oder etwas später (80 Minuten) an den Keimlingen eine leichte Aufwärtskrümmung der Spitze; diese Krümmung bleibt 2—3 Stunden unverändert, dann aber gleicht sie sich rasch aus; es entsteht eine heliotropische Krümmung nach

---

[1] Es braucht wohl nicht ausgeführt zu werden, dass der Heliotropismus invers gestellter orthotroper Pflanzentheile bei der Wiederaufrichtung die spontane Nutation sehr wirksam unterstützen muss, so dass das Organ rasch in eine Lage kommt, die zur Auslösung geotropischer Krümmung günstig ist. Über die biologische Bedeutung dieser Verhältnisse vergleiche man J. Wiesner: Die heliotropischen Erscheinungen, II, S. 33, Wien 1880.

[2] H. v. Mohl. Vegetabilische Zelle. 1851, S. 140.

[3] H. Müller. Über Heliotropismus. Flora, 1876, S. 65.

abwärts, welche langsam vorwärts schreitet, und nach etwa 6 Stunden haben sich alle Pflanzen vertical nach abwärts, also in die Richtung des einfallenden Lichtes gekrümmt. Die Keimpflanzen von *Avena* percipiren, wie mehrfach hervorgehoben, bei optimaler Reizstärke gleich rasch geotropisch und heliotropisch; auch der geotropische und heliotropische Krümmungsverlauf ist bei *Avena* gleichartig. Die Discussion der Versuche gestaltet sich deshalb hier relativ einfach.

Die geotropische Perception muss normal erfolgen; denn der Beginn der geotropischen Krümmung zeigt sich zur bestimmten Zeit. Dass die heliotropische Perception nicht beeinflusst ist, kann aus diesem Versuche nicht erschlossen werden. Stellen wir aber folgenden Versuch an: die Pflänzchen werden etwa 1—1¼ Stunden lang in horizontaler Stellung von unten her mittelst Spiegel beleuchtet und sodann im Dunkeln am Klinostaten an horizontaler Axe rotirt, so ergibt sich keine weitere geotropische Reaction, als im ersten Versuch; hingegen tritt heliotropische Nachwirkung in beiden Versuchen zur gleichen Zeit ein. Damit ist der Beweis erbracht, dass auch die heliotropische Perception ungestört erfolgt, obwohl die heliotropische Reaction verspätet eintritt. Die Verzögerung der heliotropischen Abwärtskrümmung kann also nur auf das Entgegenwirken der geotropischen und heliotropischen Reaction bezogen werden, und es werden hiebei die geotropischen Bestrebungen vollständig überwunden, so dass die Pflanze in die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen als resultirende Endstellung gelangt.

Ganz analoge Verhältnisse bieten dar *Phycomyces nitens, Lepidium sativum,* welche letztere Pflanze noch früher als *Avena* ihre heliotropische Abwärtskrümmung einleitet.

Wie bereits H. Müller constatiren konnte, halten sich zwar sehr viele Keimpflanzen an den von *Avena* geschilderten Typus, manche jedoch krümmen sich überhaupt nicht nach abwärts, sondern mehr oder weniger stark geotropisch aufwärts. Ein Beispiel von diesem Verhalten geben *Helianthus annuus*-Keimlinge, die als resultirende Endstellung unter einem Winkel von 45° über der Horizontalen schliesslich zu stehen kommen. Pflanzentheile, die sich ähnlich verhalten, besitzen

übrigens, soweit ich untersucht habe, stets eine kürzere geotropische Inductionszeit als die heliotropische. Sie reagiren früher und schneller geotropisch, als heliotropisch. Das Eingreifen des Heliotropismus in die Krümmungsaction geschieht also erst, nachdem die geotropische Aufwärtskrümmung bereits vorhanden ist. Bei *Helianthus* z. B.. kann der Heliotropismus überhaupt erst angreifen, wenn sich die Pflanze schon nahezu in die resultirende Stellung durch rein geotropische Action emporgekrümmt hat.

2. Pflanze invers senkrecht. Einseitiger Lichteinfall vertical von unten.

Über das Verhalten derartig behandelter Pflanzen finden sich in der Literatur Angaben vor von Elfving[1], welcher Forscher sah, dass *Phycomyces*-Fruchtträger in invers senkrechter Stellung, von unten her beleuchtet, in dieser Stellung verbleiben. Klemm[2] sah dasselbe Verhalten an *Caulerpa prolifera*, deren Sprosse unter den angegebenen Versuchsbedingungen nach abwärts weiter wuchsen.

Thatsächlich kann man diesen Befund an sehr zahlreichen Keimpflanzen und anderen, zugleich heliotropisch und geotropisch empfindlichen Pflanzentheilen feststellen. Und nicht nur an Objecten, die früher und rascher heliotropisch reagiren als geotropisch, sondern auch an den bereits in dieser Arbeit vielfach untersuchten gleichmässig geo- und heliotropisch reagirenden Pflanzen herrscht das gleiche Verhalten. *Avena*- oder *Lepidium*-Keimpflanzen, in inverser Lage aufgestellt und von unten her beleuchtet, verbleiben ebenfalls in ihrer Stellung, ohne auch nur vorübergehend eine Spur einer geotropischen Aufwärtskrümmung aufzuweisen.

Bringen wir sodann die Pflanzen in Rotation auf dem Klinostaten im Dunkeln, so stellt sich keine Krümmung, also keine geotropische Nachwirkung ein. Da der ganze Versuch eigentlich nur negative Befunde darbietet, so ist es schwer möglich, eine vollkommen sichere Deutung zu liefern. Die

---

[1] F. Elfving. Beitrag zur Kenntniss der physiologischen Einwirkung der Schwerkraft auf die Pflanzen. Acta Soc. Scient. Fenn. Bd. 12. (1880.)

[2] P. Klemm. Über *Caulerpa prolifera*. Flora 1893, S. 460.

früher erwähnten Versuche lassen es nicht als wahrscheinlich erscheinen, dass eine Beeinflussung der geotropischen Perception im Spiele ist, sondern eher dürfte der Heliotropismus selbst die Pflanze in der inversen Stellung festhalten. Da früher von mir angestellte Versuche[1] ergeben haben, dass in der genau inversen Lage keine geotropische Induction zustandekommt, so wird auch in der schliesslich festgehaltenen Stellung wohl keine krümmende Wirkung der Schwerkraft dem Heliotropismus entgegenstehen. Das eben geschilderte Verhalten zeigen alle jene Pflanzenorgane, welche auch in horizontaler Stellung von unten beleuchtet sich vertical nach abwärts richten. Jene Pflanzen dagegen, welche aus der horizontalen Lage sich nicht gegen die unten befindliche Lichtquelle krümmen, sondern sich geotropisch nach aufwärts richten, bleiben nicht in der ihnen ertheilten inversen Lage, wenn sie von unten her beleuchtet werden, sondern krümmen sich mehr weniger weit empor. Keimpflanzen von *Helianthus annuus* z. B. krümmen sich unter den geschilderten Bedingungen um einen Winkel von etwa 45° aus der invers senkrechten Stellung empor, um in dieser Stellung zu verbleiben. Der Beginn des Aufwärtskrümmens stimmt zeitlich überein mit dem Anfang rein geotropischer Krümmung an Pflanzen, die man gleichzeitig im dunklen Raum invers gestellt hat. Auch bezüglich der Schnelligkeit des Krümmungsverlaufes zeigt sich kein wesentlicher Unterschied.

3. Pflanze schräg, aufwärts, oder abwärts gestellt. Einseitiger Lichteinfall vertical von unten her.

Diese Fälle bieten uns kein neues Moment. Sie stimmen in ihrem Endergebniss wesentlich mit dem vorletzt beschriebenen Falle überein.

Stellt man junge Haferkeimpflänzchen etwa um 40° gegen die Horizontale geneigt schräg aufwärts und beleuchtet sie von unten her, so beobachtet man an ihnen, wie an horizontal gelegten Pflanzen zuerst eine normal eintretende geotropische Aufkrümmung ihrer Spitze, welche einige Zeit hindurch ohne

---

[1] F. Czapek. Untersuchungen über Geotropismus. Jahrb. für wiss. Bot.; Bd. 27, S. 290 (1895).

zuzunehmen anhält, hierauf verschwindet, einer langsam zunehmenden, immer stärker werdenden heliotropischen Abwärtskrümmung Platz macht. Schliesslich richten sich die Pflanzen unter scharfem Winkel vertical nach abwärts und verbleiben in dieser Lage. Betreffs der Discussion dieses Versuches will ich hier bloss auf die oben gegebene Darstellung der Verhältnisse an horizontal gelegten, von unten her beleuchteten Pflanzen hinweisen. Bemerkt sei nur, dass die Zeit, durch welche hindurch die leichte geotropische Aufwärtskrümmung sich bemerklich machte, an den schräg aufwärts gerichteten Pflanzen entschieden kürzer (1 $^1/_2$ Stunden) war, als an den horizontal gelegten Objecten (2—3 Stunden). Dies steht wohl mit der Zunahme der Intensität der ausgelösten geotropischen Wirkung mit zunehmendem Neigungswinkel gegen die Lotlinie in Zusammenhang.

Ganz ähnliche Befunde bieten sich dar, wenn wir die Pflanzen *(Avena, Lepidium)* schräg abwärts neigen und von unten her in verticaler Richtung beleuchten. Die geotropische schwache Aufkrümmung tritt auch da ein, falls der Winkel der Versuchspflanze mit der Horizontalen nicht zu nahe an 90° liegt. Sie bleibt aber aus, wenn die Pflanze nur um einen kleinen Winkel (10°) von der invers senkrechten Lage abweicht.

Pflanzenorgane, welche schneller und intensiver geotropisch als heliotropisch reagiren, krümmen sich meist geotropisch nach aufwärts, wenn sie in schräg aufwärts oder abwärts gerichteter Lage von unten her beleuchtet werden. Allerdings muss es aber, wie aus den gegebenen Darlegungen bereits hervorgeht, schräge Lagen geben, in welchen kein geotropischer Krümmungserfolg möglich ist. Der Neigungswinkel dieser neutralen Lagen ist gegeben durch die Winkelgrösse der geotropischen Krümmung aus der horizontalen Lage bei von unten her senkrecht einfallendem Licht. Der Versuch bestätigt auch, dass *Helianthus*-Keimpflanzen z. B. unter einem Winkel von 45° schräg aufwärtsgerichtet und von unten her beleuchtet, die anfangs ertheilte Lage als resultirende Endstellung beibehalten. Ebenso tritt dieses Ergebniss ein, wenn man die Helianthushypocotyle um 45° schräg nach abwärts neigt und von unten her beleuchtet.

Die Thatsache, dass Keimpflanzen von *Helianthus*, horizontal liegend und von unten her beleuchtet, sich um 45° aufwärtskrümmen, folglich mit der Lichteinfallsrichtung schliesslich einen Winkel von 135° bilden, zusammengehalten mit dem Versuchsergebniss, dass dieselben Keimlinge invers senkrecht und von unten her beleuchtet sich nur um 45° aus der Lichteinfallsrichtung entfernen, belehrt uns bereits darüber, dass für die Versuche mit vertical von unten einfallendem Licht das Gesetz von der Constanz des heliotropischen Grenzwinkels nicht gilt. Der Winkel der resultirenden Endstellung mit dem einfallenden Lichte ist hier verschieden, je nach der der Pflanze anfangs ertheilten Stellung. Wenn an einem orthotropen Organ zwei Richtkräfte (Schwerkraft, Licht) gegensinnig wirksam sind, so ist also der resultirende Krümmungserfolg nicht allein durch die gegenseitigen Beziehungen der Kraftrichtungen gegeben, sondern auch durch die Lage des Organs. Wirken hingegen die beiden Kräfte rechtwinkelig zu einander, so ist die für den Pflanzentheil specifische Grösse des Krümmungserfolges bereits durch das zu einander rechtwinkelige Angreifen der Richtkräfte bestimmt. Hiebei sind optimale Reizerfolge vorausgesetzt.

Reihe C. Lichteinfallsrichtung schräg.

1., Pflanze aufrecht. Lichteinfall schräg von unten.

Werden aufrechtstehende Keimpflanzen von *Phalaris canariensis* oder *Avena sativa* von einseitig einfallenden Lichtstrahlen getroffen, die schräg von unten, etwa 45° unter der Horizontalen, kommen, also mit der Längsachse der Pflanzen einen Winkel von 135° bilden, so unterscheidet sich das Versuchsergebniss nur wenig und nur graduell von jenem Falle, wo die aufrechtstehenden Keimpflanzen dem einseitigen Einfall horizontalgerichteter Lichtstrahlen ausgesetzt sind. Wenn wir zunächst den schliesslichen Krümmungseffect in Betracht ziehen und zu diesem Behufe die Keimlinge nach 24stündiger Beleuchtungsdauer untersuchen, so haben sich dieselben

(Avena) nicht vollständig in die Lichteinfallsrichtung orientirt, sondern stehen mit ihrem oberen Theile horizontal, indem sie sich um einen Winkel von 90° aus der ursprünglichen Lage herausgekrümmt haben. Pflanzenorgane, die besser geotropisch als heliotropisch reagiren, wie Keimlinge von *Helianthus annuus*, bilden entsprechend kleinere Winkel mit ihrer Anfangsstellung. Der Eintritt der heliotropischen Krümmung erfolgt ohne Verspätung, gleichmässig mit gleichzeitig aufgestellten heliotropisch inducirten Klinostatenpflanzen. Der Verlauf der Krümmung hingegen ist gegenüber den letzteren sehr verlangsamt. Die Pflanzen gelangen erst in mehreren Stunden (8—10) in ihre resultirende Stellung. Die Verzögerung der heliotropischen Krümmung setzt gleich anfangs ein.

Was von den unter einseitig horizontalem Lichteinfall stehenden aufrechten Pflanzen oben gesagt wurde, können wir vollständig auf diese eben dargelegten Verhältnisse übertragen. Auch hier ist, am wahrscheinlichsten ausschliesslich, gegenseitige Beeinflussung der heliotropischen und geotropischen Reizreaction anzunehmen.

2. Pflanze horizontal. Lichteinfall schräg von unten.

Die unter diesen Bedingungen eintretende Combination des geotropischen und heliotropischen Reizerfolges ist analog derjenigen, die wir an horizontalen von unten her in verticaler Richtung beleuchteten Pflanzen sehen. Werden horizontal liegende Gramineenkeimlinge in der angegebenen Weise (Lichteinfallsrichtung etwa unter 35° unterhalb der Horizontalen) heliotropisch gereizt, so stellen sich die Pflanzen, nachdem sie eine gewisse Zeit hindurch leichten Geotropismus aufgewiesen haben, langsam in die Lichteinfallsrichtung ein. Pflanzen, die nicht in gleicher Weise heliotropisch wie geotropisch reagiren, sondern schneller geotropisch, krümmen sich nach aufwärts. So stellen sich *Helianthus*-Keimpflanzen unter einem Winkel von 30—40° über der Horizontalen schief aufwärts. Die Discussion dieser Befunde wäre dieselbe, wie sie von den unter *B* 2 angeführten Versuchen gegeben worden ist.

3. Pflanze invers senkrecht, Lichteinfall schräg von unten.

Alle untersuchten orthotropen geo- und heliotropisch reagirenden Pflanzentheile verhielten sich gleich, und stellten sich ohne Verzögerung des Krümmungseintrittes und Reactionsverlaufes schliesslich in die Richtung der (unter 30—40° unterhalb der Horizontalen) einfallenden Lichtstrahlen.

Die letztbesprochenen drei Versuchsreihen, die sich auf schrägen Lichteinfall von unten her beziehen, zeigen bezüglich des resultirenden Krümmungserfolges verschiedene Ergebnisse. Ausser dem Winkel, welchen die Richtungen der einwirkenden Kräfte (Licht, Schwerkraft) miteinander einschliessen, ist demnach auch hier die Lage des untersuchten Pflanzentheiles zur Lotlinie für die Grösse des endlichen Krümmungserfolges massgebend.

4. Lichteinfall schräg von oben.

Es ist klar, dass eine heliotropisch und geotropisch reizbare Pflanze, von einseitig schräg, von obenher einfallenden Lichtstrahlen getroffen, nur dann von ausschliesslich gegensinnig angreifenden Richtkräften beeinflusst wird, wenn sie dabei aufrecht steht. Steht sie hingegen horizontal oder invers senkrecht, so wirken Helio- und Geotropismus in demselben Sinne so lange, bis sich die Pflanze in die Richtung des Lichteinfalles gestellt hat. In den beiden letzterwähnten Fällen kann mithin an eine Verzögerung des Reactionseintrittes bereits a priori nicht gedacht werden. Im ersten Fall findet diese Verspätung des Krümmungsbeginnes, wie der Versuch lehrt, ebenso wenig statt, wie wir es an Pflanzen, die aufrecht stehend von horizontal einseitig einfallendem Lichte getroffen werden, im Vergleich zu heliotropisch inducirten Klinostatenpflanzen constatiren konnten. Bezüglich der Verlaufsgeschwindigkeit der Krümmungsaction ergeben sich, wie leicht vorauszusehen, Differenzen zwischen den aufrechten schräg von oben beleuchteten Pflanzen einerseits, und den horizontalen und inversen in gleicher Weise beleuchteten Pflanzen andererseits. Berücksichtigen wir zunächst Objecte von gleichmässiger helio- und geotropischer Reactionsfähigkeit, wie es Gramineen- und *Lepidium*-Keimlinge

sind. Wie sich junge *Avena*-Keimlinge viel langsamer horizontal einfallenden Lichtstrahlen zuwenden, wenn sie aufrecht stehen, als wenn sie, am Klinostaten befindlich, heliotropisch gereizt werden, so geschieht es natürlich auch, wenn der Versuch mit der Abänderung ausgeführt wird, dass das Licht schräg von oben einfällt. Die unter der Einwirkung des Geotropismus stehenden Pflanzen reagiren vom Beginne der Krümmung an viel langsamer als die Klinostatenpflanzen. Werden hingegen die Keimlinge in horizontaler oder inverser Lage schräg von oben her beleuchtet, so erfolgt die Aufwärtskrümmung unter geo- und heliotropischem Einflusse ebenso rasch, wie an Pflanzen, welche sich im Dunkeln aus der gleichen Lage rein geotropisch emporkrümmen.

Die Winkelgrösse der resultirenden Stellung jedoch ist, soweit untersucht, in allen drei Fällen dieselbe. Die Pflanzen stellen sich in die Richtung der schräg von oben her einfallenden Lichtstrahlen ein. Wenn wir sagen, die Winkelgrösse der resultirenden Stellung ist in allen drei Fällen gleich, so haben wir dabei freilich nicht ausseracht zu lassen, dass der Krümmungserfolg dabei verschieden gross war, weil ja die gleiche Endlage aus verschiedenem Neigungswinkel erreicht wurde.

Dasselbe Verhältniss stellt sich heraus, wenn wir Objecte, wie Keimpflanzen von *Helianthus* oder *Cucurbita*, untersuchen, die früher und rascher geotropisch reagiren, als heliotropisch.

Bei heliotropischer Reizung negativ geotropisch und positiv heliotropisch reactionsfähiger orthotroper Organe durch schräg von oben einfallendes Licht, obwaltet daher bezüglich der resultirenden Endstellung dasselbe Gesetz, wie bei Reizung durch horizontal einfallendes Licht. Die resultirende Lage ist unabhängig von der dem Versuchsobjecte anfangs ertheilten Stellung und ist allein bestimmt durch die Einfallsrichtung der Lichtstrahlen. Der heliotropische Grenzwinkel ist bei schräg von oben einfallender Beleuchtung stets kleiner, als bei horizontalem Lichteinfall. Bei gleichmässig helio- und geotropisch reactionsfähigen Pflanzentheilen ist der Grenzwinkel im ersten Falle gleich Null und wird erst für Beleuchtung, die unter kleinem Neigungswinkel gegen die Horizontale einfällt, von Null verschieden.

Zusammenfassung.

Die mitgetheilten Untersuchungen über Zusammengreifen von Heliotropismus und Geotropismus gestatten uns einige Schlüsse zu ziehen, die sich einestheils auf den Modus der gegenseitigen Beeinflussung zweier ineinander eingreifender Richtungsbewegungen beziehen; anderntheils auch bei der Beurtheilung in Betracht kommen, ob eine gegebene plagiotrope Stellung eines Pflanzenorganes als resultirende Stellung zu deuten ist oder nicht.

Wie Pfeffer[1] zuerst betont hat, »kann a priori nicht behauptet werden, dass das Licht eine gleiche heliotropische Krümmungskraft erstrebt, wenn diese für sich allein, oder gleichzeitig mit einer geotropischen, sei es nun gleichsinnigen oder entgegengesetzten Wirkung zur Geltung kommt«. Umgekehrt gilt dies natürlich auch von der geotropischen Action. Es kam uns deshalb darauf an, zu entscheiden, ob eine Alteration der geotropischen oder heliotropischen Sensibilität bei Ineinandergreifen beider Reizvorgänge vorhanden sei oder nicht. Im weiteren war festzustellen, ob in den schon lange bekannten[2] Fällen des Überwiegens oder völligen Unterdrückens geotropischen Krümmungseffectes seitens des Heliotropismus in der resultirenden Stellung nur die Reactionsvorgänge einander in der genannten Weise beeinflussen, oder ausserdem Änderung der Reizempfindlichkeit im Spiele sei. Wie oben ausgeführt wurde, haben wir keine Veranlassung, selbst in den Fällen entschiedener Prävalenz des Heliotropismus, an gleichmässig helio- und geotropisch reactionsfähigen Objecten beim Zusammenwirken beider Richtkräfte Herabsetzung geotropischer Sensibilität durch Heliotropismus anzunehmen. Versuche sprechen theilweise direct gegen die Zulässigkeit dieser Annahme; andererseits lassen sich die experimentell festgestellten Thatsachen ebenso gut durch ein Ineinandergreifen und Sichbeeinflussen der helio- und geotropischen Reizreaction allein

[1] Pfeffer, Pflanzenphysiologie II, S. 118 (1881).

[2] Vor allem ist von Wiesner darauf hingewiesen worden. (Die heliotrop. Erscheinungen I, S. 55 (1878).

deuten. Weder die Verspätung der geotropischen Aufkrümmung an vorher heliotropisch inducirten Keimpflanzen, noch das äusserliche Zurücktreten oder Vernichtung geotropischen Reizerfolges im resultirenden Effecte bei gleichzeitigem Angreifen beider Richtkräfte geben uns directe Veranlassung eine geotropische Sensibilitätsänderung[1] zu postuliren. Dafür, dass durch den Geotropismus eine Änderung der heliotropischen Empfindlichkeit, und damit des angestrebten Krümmungserfolges bewirkt wird, haben wir, wie aus unseren Versuchen hervorgeht, gleichfalls keine Anhaltspunkte. Im Gegentheil spricht manches für die Anschauung, dass der zeitliche Verlauf der Krümmung, sowie die Grösse des resultirenden Effectes beim Zusammengreifen von Heliotropismus und Geotropismus bedingt ist durch qualitative Differenzen zwischen heliotropischer und geotropischer Reizreaction. Wenn wir sehen, wie die an einem Objecte im Falle alleiniger Wirksamkeit der geotropischen an Schnelligkeit des Verlaufes und Grösse des Krümmungseffectes gleichkommende heliotropische Reaction beim Zusammenwirken beider Reizvorgänge in ihrem äusseren Erfolge den Geotropismus bedeutend überwiegt oder völlig unterdrückt, so müssen wir an eine qualitative Verschiedenheit der Actionen denken, welche zu Gunsten des Heliotropismus im resultirenden Effecte sich äussert. Es wurde auf die Bedeutung dieses bei einer Reihe von Versuchspflanzen gefun-

[1] Über die Möglichkeit einer geotropischen Sensibilitätsänderung überhaupt vergleiche man F. Czapek, Untersuchungen über Geotropismus, Jahrbücher für wissensch. Botanik, Bd. 27, S. 269 (1895). Fortgesetzte Versuche zeigten, dass nicht nur bei Einwirkung von Kälte, Sauerstoffmangel, länger andauernder mechanischer Hemmung nur Herabsetzung, nicht aber Aufhebung geotropischer Sensibilität erfolgt, sondern dass auch chloroformirte, sowie an der Spitze plasmolysirte Wurzeln geotropischen Reiz empfinden, obwohl sie die Action nicht ausführen können. Es liegt der Gedanke nahe, dass geotropisch sensibles Protoplasma, überhaupt so lange es noch am Leben ist, seine Empfindlichkeit gegen die Einwirkung der Schwerkraft bewahrt: ein Resultat, zu dem gleichfalls W. Rothert (Über Heliotropismus, Cohn's Beiträge zur Biologie d. Pfl., Bd. 7, S. 180 (1894) auf anderem, mehr theoretischem Wege gelangt ist. Mit möglichster Genauigkeit angestellte Versuche, das Vorhandensein geotropischer Perception durch Veränderungen im Längs-Querschnittsstrom des Organes analog der negativen Schwankung des thierischen Nervenstroms oder des Stromes im Dionaeablatte nachzuweisen, führten zu negativem Resultat.

denen Verhältnisses bereits hingewiesen und geltend gemacht, dass damit die von manchen Seiten verfochtene Annahme einer specifischen Energie im Sinne Johannes v. Müller's für die pflanzlichen Richtungsbewegungen nicht vereinbar ist. Eine Differenz speciell zwischen heliotropischer und geotropischer Reaction ist bereits von Correns[1] angegeben worden, welcher fand, dass die heliotropische Krümmungsfähigkeit schon bei einer höheren Partiärpressung des Sauerstoffes erlischt, als die geotropische.

Es beschäftigten uns ferner die Beziehungen, die zwischen der resultirenden Endstellung des geo- und heliotropisch gleichzeitig gereizten Organes und der Einfallsrichtung der Richtkräfte in Bezug auf die Längsaxe des Organes obwalten. Von der Abhängigkeit der resultirenden Lage, von der Stärke der auslösenden Richtkräfte (von denen vor allem die variable Lichtintensität in Betracht kommt) sahen wir ab, indem die einschlägigen Beziehungen besonders durch Wiesner bereits dargelegt worden sind. Lassen wir Licht und Schwerkraft in einer bezüglich des auszulösenden Reizeffectes optimalen Intensität auf ein Pflanzenorgan einwirken, so kann man sowohl die Lage des orthotropen Organs zur Lotlinie variiren, als auch den Winkel, welchen die Einfallsrichtungen der angreifenden Kräfte mit einander bilden. Es ergab sich das Gesetz, dass für den Fall, in dem die Kraftrichtungen aufeinander senkrecht stehen, das Licht also einseitig horizontal kommt, nur dieses Verhältniss für die resultirende Stellung das entscheidende ist, die dem Object anfänglich ertheilte Lage zur Lotlinie dagegen gleichgiltig ist. Und zwar stellt sich das Pflanzenorgan in den meisten Fällen nicht in eine der Einfallsrichtungen der Kräfte ein, sondern bildet mit beiden einen Winkel (heliotropischer Grenzwinkel). Auch für den Lichteinfall schräg von oben (Winkel der Kraftrichtungen $< R$) gilt ein ähnliches Verhältniss, doch stellen sich die Pflanzen mit ihrer Längsaxe stets in die Lichteinfallsrichtung ein. Ist der Lichteinfall schräg von unten oder direct senkrecht von unten gerichtet (Winkel der Kraft-

---

[1] C. Correns, Über die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffs. Flora 1892, S. 87.

richtungen $> R$, beziehungsweise $= 2R$), so ist ausserdem für die resultirende Stellung sehr häufig die anfängliche Neigungslage des Pflanzentheiles entscheidend, so wie stets auch etwa vorhandene Differenzen in Schnelligkeit und Grösseneffect der helio- und geotropischen Krümmung. Mit der Grösse des heliotropischen Grenzwinkels ist natürlich nicht zu verwechseln der Grösseneffect der resultirenden Krümmung, welcher letzterer je nach der Anfangsstellung des Pflanzentheils verschieden sein muss, wenn auch der heliotropische Grenzwinkel für alle Anfangsstellungen eine constante Grösse ist.

Aus diesen Ergebnissen lassen sich einige Gesichtspunkte zur Beurtheilung plagiotroper Stellungen ableiten.

Kann man für plagiotrope Organe von constantem geotropischem Grenzwinkel den Nachweis liefern, dass ihre Stellung eine unter Einfluss zweier Richtkräfte eingenommene resultirende Lage ist, so ist nach den voranstehenden Erörterungen auch weiter zu folgern, dass die beiden Kraftrichtungen aufeinander senkrecht stehen müssen, oder dass das Organ seine Gleichgewichtslage in einer der Kraftrichtungen hat. Für den Nachweis, dass es sich bei einer plagiotropen Lage um eine resultirende Stellung handelt, dürfte in geeigneten Fällen der oben beschriebene Versuch von Wichtigkeit sein, welcher zeigt, dass ein orthotropes Organ unter Einfluss von Geo- und Heliotropismus sofort in den ihm zukommenden empirisch bestimmten heliotropischen Grenzwinkel gestellt, in demselben nicht verbleibt, sondern vorübergehend eine mässig starke Aufwärtskrümmung aufweist.